©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

# Kritische Betrachtungen zu den Tabulaten-Genera des Formenkreises *Thamnopora-Alveolites* und ihren gegenseitigen Beziehungen

Von Alexander Schouppé
(Geol.-Pal. Inst., Univ. Graz)

(Vorgelegt in der Sitzung am 26. April 1951)

Da sowohl in der Begriffsfassung der für diesen Formenkreis aufgestellten Genera die verschiedensten Meinungen herrschen als auch über die Daseinsberechtigung einzelner dieser Genera die Ansichten der verschiedenen Autoren stark abweichen, sehe ich mich veranlaßt, eine kurze Zusammenfassung dieses Formenkreises zu geben und einige kritische Betrachtungen dazu anzustellen. Veranlassung dazu bietet ein reichhaltiges Korallenmaterial aus dem e-gamma der Karnischen Alpen (erscheint demnächst im Druck), in welchem sich auch Vertreter von *Thamnopora* und *Alveolites* fanden.

## Genus ***Thamnopora*** **Steininger** 1831 sensu **Lecompte** 1936 und **Weissermel** 1939.

1831 *Thamnopora* Steininger, p. 10.
1834 *Thamnopora* Steininger, p. 337.
1851 *Cladopora* Hall, e. p., p. 140.
1851 *Alveolites*; E. H., e. p., p. 254.
1855 *Alveolites*; E. H., e. p., p. 263.
1873 *Cladopora;* Hall u. Whitf., e. p., p. 230.
1874 *Cladopora;* Nicholson, e. p., p. 54.
1876 *Cladopora*; Rominger, e. p., p. 46.
1879 *Pachypora*; Nicholson, e. p., p. 77.
1885 *Favosites*; Frech, e. p., p. 100.
1889 *Cladopora*; Miller, p. 178.
1893 *Pachypora*; Penecke, p. 606.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

1895 *Cladopora*; Sardeson, e. p., p. 319.
1895 *Pachypora*; Sardeson, e. p., p. 321.
1933 *Favosites*; Lecompte, e. p., p. 9.
1936 *Thamnopora*; Lecompte, p. 32.
1937 *Thamnopora*; Hill, e. p., p. 56.
1939 *Thamnopora*; Lecompte, p. 102 cum syn.
1939 *Thamnopora*; Weissermel, p. 66.
1940 *Thamnopora*; Lang, Smith, Thomas, e. p., p. 133.
1940 *Cladopora*; Lang, Smith, Thomas, e. p., p. 37.
1949 *Coenites* (= *Cladopora*); Shimer u. Shrock, e. p., p. 111.
1950 *Thamnopora;* Bassler (cum lit.).

Genolectotyp: *Thamnopora cervicornis* (de Blainville partim, Lecompte) 1936, p. 9, tab. 2, fig. 3, und tab. 3. = *(Calamopora polymorpha* var. *ramoso-divaricata* (var. γ) Goldfuß 1829, p. 79, tab. 27, fig. 4 a = *Alveolites cervicornis* de Blainville 1830, p. 370; 1834, p. 405, partim = *Thamnopora madreporacea* Steininger 1834 emend. 1849 = *Thamnopora milleporacea* Steininger 1834 emend. 1849.

Lang, Smith und Thomas (MS.) in D. Hill 1937 wählen *Calamopora polymorpha* var. γ, tab. 27, fig. 4 a, als Lectotyp von *Alveolites cervicornis* und diese Art als Genolectotyp von *Thamnopora.* Trotzdem geben sowohl sie selbst (1940) als auch andere Autoren (z.B. D. Hill 1941) noch immer *Thamnopora madreporacea* (ohne genauere Angabe der Jahreszahl!) als Genolectotyp an. Letztere Art (nach Auffassung von 1849) ist jedoch nach den internationalen Nomenklaturregeln als synonym von *Thamnopora cervicornis* (siehe oben) anzusehen.

Charakteristik des Genus:

Mehr oder weniger bäumchenförmige Favositiden mit allmählich nach außen durch strukturloses oder fast strukturloses Stereoplasma sich verdickenden Wänden. Die Öffnungen der Kelche sind normal (rundlich), niemals schlitzförmig verengt. Poren und Böden sind vorhanden, wenn auch nicht häufig. Dornen sind mitunter sichtbar, mitunter durch Stereoplasmaablagerungen verschwunden.

Kritische Betrachtungen:

Dieses in der Folgezeit so wenig beachtete Genus wurde von Steininger an Hand zweier Formen: *Thamnopora madreporacea* (1831, p. 11, und 1834, p. 338) und *Thamnopora milleporacea* (1831, p. 11, und 1834, p. 338) für bäumchenförmige Favositiden (aus dem Mitteldevon der Eifel) mit mehr oder weniger verdickter Wand aufgestellt.

1834 sieht Steininger noch als Synonym der ersteren Art *Calamopora polymorpha* var. *gracilis* Goldfuß 1829, tab. 27,

fig. 5, und *Calamopora polymorpha* var. *ramoso-divaricata* Goldfuß 1829, tab. 27, fig. 4 a, an, während er 1849 nur mehr die letztere Varietät als synonym erwähnt. *Calamopora polymorpha* var. *gracillis* ist nach Lecomte 1936 mit *Favosites dubius* (de Blainv.) identisch, während D. Hill (1939) sie als *Thamnopora dubia* anführte, mit der Bemerkung, daß diese Form von Lang, Smith und Thomas (1940) mit *Thamnopora polyforatus* (Schlotheim 1820) als identisch betrachtet wird.

Lecompte (1936 u. 1939) befaßte sich eingehender mit dem Formenkreis *Favosites—Pachypora—Thamnopora.* Dabei ist erwähnenswert, daß er Formen, die er 1936 noch als *Favosites (Fav. cernicornis)* anführte, 1939 bereits als *Thamnopora* bestimmte. An dieser Stelle sei ferner noch erwähnt, daß aus einer Synonymaliste von *Fav. cervicornis* einerseits hervorgeht, daß es sich z. T. bei beiden Steininger schen Arten um diese Form handelt, soweit sie sich zumindest bei seinen Zitaten (von Steininger 1833) auf Goldfuß 1829, tab. 27, fig. 4 a, b, beziehen, was allerdings zu seinen beigefügten Erklärungen zu *Thamnopora milleporacea* St. 1849 wiederum in Widerspruch steht, da er diese Form als mit *Thamnopora cervicornis* nicht identisch ansieht, obwohl sich Steininger, wie Lecompte selbst anführt, ebenfalls auf die Fig. 4 a und 4 b bezieht, womit aber anderseits, aus seiner gesamten Synonymaliste hervorgehend, eine Identifizierung erfolgen müßte.

D. Hill (1937, p. 56) wiederum gibt irrtümlich an, daß sich Steininger (1931 u. 1934) bei *Thamnopora milleporacea* auf Goldfuß 1829, tab. 27, fig. 4 d, bezieht, und sieht deshalb ihrerseits *Thamn. milleporacea* als eigene Art an. Tatsächlich bezieht sich aber Steininger 1934 (p. 338) lediglich auf tab. 27, fig. 4 b, welche Abbildung nach dem von Lecompte (1936) angeführten Synonym *(Calamopora polymorpha* var. *ramoso-divaricata* Goldf. 1829, pl. 27, fig. 4a—b) als identisch mit *Favosites cervicornis* nach Lecompte anzusehen ist. Da also nach der Revision von Lecompte (1936) die Goldfuß schen Figuren 4 a und 4 b als zur gleichen Art gehörig anzusprechen sind, so sind demnach auch *Thamnopora madreporacea* St. 1831 u. 1834 emend. 1849 und *Thamnopora milleporacea* St. 1831 u. 1834 emend. 1849 als identisch anzusehen, da Steininger sich ausdrücklich auf diese Figuren bezieht, ohne eine nähere Beschreibung vorzunehmen.

Lang, Smith und Thomas (1940) sehen nun *Thamnopora madreporacea* allein mit *Alveolites cervicornis* de Blainv. identisch an. Dazu ist nun weiterhin zu bemerken, daß letztere Angabe ebenfalls nicht exakt ist und zu Irrtümern Anlaß gibt, denn *Thamn. madreporacea* ist mit *Alv. cervicornis* de Blainv. (nach Le-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

compte 1936, p. 9 zitiert) nur teilweise identisch, da de Blainville sich auf die Goldfußschen Figuren (tab. 27) 4 a—d bezog, wobei aber Fig. 4 c und d keinesfalls zu dieser Art zu zählen sind.

Lecompte (1936) revidierte, wie schon erwähnt, diese Art, indem er für *Alveolites cervicornis*, welch letztere Form von Nicholson (1879) zum Genus *Pachypora* Lindström 1873 gestellt wurde, nur die Figuren 4 a und 4 b von Goldfuß als in Frage kommend erachtet. Daher deckt sich sein Artbegriff nicht mehr mit dem von de Blainville und muß daher in diesem Fall, um Irrtümern vorzubeugen, eine präzise Autorenbezeichnung — *Thamnopora cervicornis* (de Blainville 1830 partim, Lecompte 1936) — dazu erfolgen.

Es ist demnach *Thamn. madreporacea* St. 1849 = (= *Thamn. milleporacea* St. 1849) mit *Thamn. cervicornis* (de Blainv.) (= *Alveolites cervicornis* de Blainv.) nur partim, mit *Thamn. cervicornis* (de Blainv. partim, Lecompte) vollkommen identisch. Da nun aber die Bezeichnung *cervicornis* die Priorität besitzt, ist diese Form als *Thamn. cervicornis* (de Blainv. partim, Lecompte) zu bezeichnen und stellt demnach auch den Genolectotyp dar.

Weissermel (1939) kommt in Anlehnung an Lecompte (1936) zu der Ansicht, daß zwischen dem Typus *Favosites polymorphus* Goldf. einerseits und *Pachypora lamellicornis* Lindström anderseits ein weiteres Genus einzuschieben sei und schließt sich der Ansicht Lecomptes an, den alten Steiningerschen Namen *Thamnopora* einzuführen, allerdings mit einigem Bedenken, da dieses Genus damit eine gewandelte Charakterisierung bekommt. Es ergibt sich demnach (nach Weissermel 1939) innerhalb der Favositiden dieses Formenkreises folgende generische Unterscheidung:

1. *Favosites:* überwiegend massige Favositiden mit dünnen oder nur schwach verdickten Wänden.

2. *Thamnopora:* mehr oder weniger bäumchenförmige Favositiden mit Wänden, die durch strukturloses oder fast strukturloses Stereoplasma verdickt sind.

3. *Pachypora:* mehr oder weniger bäumchenförmige Favositiden mit Wänden, die durch feinlagiges Stereoplasma stark verdickt sind.

Weissermel vertritt damit ebenso wie Lecompte (1936 u. 1939) die Ansicht, daß sowohl *Thamnopora* (allerdings mit geänderter Definition) als auch *Pachypora* als gleichberechtigte Genera

neben *Favosites* anzusehen seien. Es sei an dieser Stelle nun gleich vorweggenommen, daß sowohl von Lecompte (1936, 1939) als auch von Weissermel (1941) weiterhin noch *Coenites* Eichwald 1829, *Cladopora* Hall 1851, *Roemeria* Edw. a. Haime 1851 und *Alveolites* Lamarck 1801 als verschieden selbständige Genera angesehen werden, was jedoch keinesfalls mit der Meinung anderer Autoren (z. B. D. Hill; Lang, Smith und Thomas) übereinstimmt, wie noch auseinandergesetzt werden soll.

So sehen Lang, Smith und Thomas (1940) ihrerseits den Genoholotyp von *Pachypora* — *Pachypora lamellicornis* Lindström 1873, p. 14 — als zum Genus *Thamnopora* gehörig an, womit *Pachypora* als Synonym von *Thamnopora* anzusehen wäre. Diese Ansicht hat auch bereits D. Hill (1939) mit Bezug auf das noch unveröffentlichte Manuskript von Lang, Smith und Thomas ebenfalls vertreten. Daher führt sie in der Diagnose dieses Genus auch an, daß eine lagenweise Sklerenchymablagerung immer erkenntlich sei, was jedoch nach meinen Beobachtungen nicht zutrifft. Die als *Thamnopora* bezeichneten Formen zeigen keinerlei lagig abgesetztets, sondern ein ausgesprochen massiges Stereoplasma. Ob dieser Unterschied nun zur Aufstellung eines neuen Genus ausreicht, sei dahingestellt, aber er ist jedenfalls vorhanden. Vielleicht würde man den Beziehungen dadurch am ehesten gerecht werden, wenn man *Pachypora* als Subgenus (mit besonderer Sklerenchymstruktur) von *Thamnopora* betrachten würde.

Dazu sei noch bemerkt. daß derartig lagige Ablagerungen des Stereoplasmas nur bei der Form *lamellicornis* zu beobachten sind und demnach die anderen als „*Pachypora*" bestimmten Formen (mit massigem Stereom) mit Sicherheit zu *Thamnopora* zu zählen sind (siehe dazu auch unter *Coenites*).

Jedoch nicht nur hier treten Unstimmigkeiten in der Beurteilung des Verwandtschaftsverhältnisses bzw. einer eventuellen Synonymität auf, sondern auch bei den ohne Zweifel sehr nahe verwandten und bereits erwähnten Formen, die als *Coenites* und *Cladopora* bezeichnet werden. Bei beiden Formen handelt es sich um bäumchenförmige Favositiden mit verdickten Wänden. Nach eingehendem Studium der Literatur zeigt es sich, daß der geltend gemachte Unterschied (soweit er von den einzelnen Autoren überhaupt hervorgehoben wird) lediglich in der Art der Verdickung (bzw. dem Verhältnis des Verdickungsgrades von zentraler und periphärer Zone) sowie in der Form der Mundöffnung liegt. Jedoch stehen sich vor allem in letzterem Punkte die Ansichten oft diametral gegenüber. Aus diesem Grunde seien auch diese beiden „Genera" hier etwas eingehender betrachtet.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

## „*Cladopora*" Hall 1851 sensu Lecompte 1939.

Genolectotyp: — Falls sich *Cladopora* als selbständiges Genus dennoch weiterhin behaupten sollte — *Cladopora seriatopora* (E. H.) — (im anderen Fall ist die Form *seriatopora* zu *Coenites* zu rechnen) — nicht aber *Cladopora seriata* Hall 1851, p. 400 (siehe Miller 1889, p. 178), da letztere Form jedenfalls zu *Thamnopora* zu stellen ist.

Dieses Genus wurde für bäumchenförmige Korallenstöcke mit mehr oder weniger verdickter Wand für amerikanische Formen aufgestellt, eine vollständig unzureichende Charakteristik, wie bereits Weissermel (1939) feststellte. Daher wurde dieses Genus bei europäischen Formen auch weiter nicht in Betracht gezogen (mit Ausnahme von Počta 1902). Weissermel (1939, p. 68) führt dazu folgendes an: „Es lag nahe, für die mittlere Gruppe (mehr oder weniger bäumchenförmige Favositiden mit Wänden, die durch strukturloses oder fast strukturloses Stereoplasma verdickt sind (=*Thamnopora;* Bemerkung vom Verf.) den alten Hallschen Namen *Cladopora* zu verwenden. Aber diese Gattung ist, wie gesagt, ungenügend charakterisiert. Hall hat, als er sie aufstellte, dazu Arten gerechnet, die wir großenteils zu ganz anderen Gattungen stellen müssen, so zu *Coenites* und vielleicht *Alveolites,* ferner zu den Bryozoen. Eine bestimmte Art ist nicht als Gattungstypus bezeichnet. Ob die Originale heute noch in Amerika zusammen als solche erkenntlich sind, entzieht sich meiner Kenntnis. So ist es denn wohl besser, wie schon Nicholson und andere nach Prüfung der Sachlage sich entschieden haben, den unklaren Hallschen Namen nicht zu gebrauchen, sondern den Steingerschen Namen *Thamnopora* zu verwenden, wie das Lecompte neuerdings vorschlägt (1936, S. 32)." Dazu sei aber erwähnt, daß der „alte" Hallsche Name *Cladopora* gegenüber der Bezeichnung *Thamnopora* noch der jüngere ist und daher letzterem das Prioritätsrecht auf jedem Fall zuzusprechen ist.

Erst Lecompte (1939) führte *Cladopora* wieder als selbständiges Genus (neben *Thamnopora* und *Coenites)* ein, und zwar mit folgender Charakteristik (siehe dazu Weissermel 1941, p. 186): „schlanke Bäumchen mit sehr schräg zur Oberfläche stehenden Röhren und mit verdickten Wänden, fehlenden Septen und wenig Böden." Von *Coenites* Eichwald 1829 soll sich nach Weissermel dieses Genus nur durch die Form der Mundöffnung unterscheiden, die hier rundlich, bei *Coenites* hingegen verengt sein soll. Demnach wäre dann aber auch für dieses Genus eine unverdickte Innen-

zone und eine sich plötzlich verdickende Außenzone (im Bereich des Auswärtsbiegens der Zellröhren) ein Hauptmerkmal. Von Lecompte wurde dies jedoch nicht so deutlich ausgesprochen, und paßt seine übrige Beschreibung ebenso auch zu den außen sich allmählich verdickenden Formen von *Thamnopora.*

Nun dürfte der Name *Cladopora* jedoch erst dann wieder verwendet werden, wenn der Genusbegriff (soweit es sich überhaupt bei den noch verbleibenden Formen um ein selbständiges Genus handeln dürfte) endgültig definiert (emend.) ist und somit die übrigen nicht hierher gehörigen Formen davon eindeutig abgetrennt sind. Dazu kommt noch, daß Miller (1889, p. 178) als Genotyp von *Cladopora* nicht etwa eine sich plötzlich nach außen verdickende Form, sondern gerade eine sich nach außen nur allmählich verdickende Art — *Cladopora seriata* — wählte, wie es auch die Abbildung und Beschreibung von Edwards und Haime (1855, p. 263, tab. 62, fig. 1, 1 a) zeigt, die demnach weder zur Aufstellung eines neuen Genus noch zur Eingliederung zu *Coenites* berechtigt, sondern nur als zu *Thamnopora* (zum Beispiel nach Angabe Weissermel 1939) gehörig angesehen werden darf. Es kann demnach der von Miller (1889) aufgestellte Genotyp von *Cladopora* nur als eine Spezies von *Thamnopora,* nicht aber als eine von *Coenites* angesehen werden, welch letztere Ansicht von Lang, Smith und Thomas (1940) vertreten wurde. Daher ist aber auch *Cladopora* teilweise bereits als synonym mit *Thamnopora* anzusehen.

Was nun die generische Einreihung der sich nach außen zu plötzlich verdickenden Formen betrifft, so herrscht auch hier bei den einzelnen Autoren eine mitunter entgegengesetzte Ansicht. Vor allem aber handelt es sich hier um die Bewertung der Form der Mundöffnung als generisches Unterscheidungsmerkmal.

Lecompte (1939) sieht *Cladopora* (jedoch mit anderer Charakterisierung als bei Hall) sowie auch *Thamnopora* und *Coenites* als selbständige Genera an, eine Ansicht, der Weissermel (1941), nachdem er (1939) *Cladopora* als selbständiges Genus ablehnt, überraschenderweise folgt und dabei extra (in Anlehnung an Lecompte) betont, daß bei *Cladopora* die Mundöffnung der Polypare rund sein sollen, zum Unterschied von *Coenites* mit langgestreckten und schlitzförmigen Mundöffnungen. Gleichzeitig revidiert er auch seine (1939) als *Coenites* (?) *declivis* bestimmte Form und stellt sie zu *Cladopora* (nach Anregung von Lecompte), womit aber auch sich plötzlich verdickende Formen eindeutig als zu *Cladopora* gehörig angesehen werden.

Aber auch nach ersterer Ansicht ist *Cladopora* erst nach einer eindeutig festgelegten Definition als selbständiges Genus (oder Sub-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

genus?) zu verwenden und wäre in diesem Fall ein neuer Genotyp (Subgenotyp) zu wählen.

## *Coenites* Eichwald 1829.

1829 *Coenites* Eichwald, p. 179.
? 1831 *Limaria* Steininger, p. 12.
? 1834 *Limaria* Steininger, p. 339.
1851 *Cladopora* Hall, e. p., p. 137.
1851 *Alveolites*; E. H., e. p., p. 254.
1851 *Coenites*; E. H., p. 301.
1855 *Alveolites*; E. H., e. p., p. 263.
1855 *Coenites*; E. H., p. 276.
1860 *Coenites* Eichwald, e. p., p. 457.
1876 *Cladopora*; Rominger, e. p., p. 46.
1879 *Coenites*; Nicholson, p. 135.
1895 *Coenites;* Sardeson, p. 320.
! 1895 *Cladopora*; Sardeson, e. p., p. 319.
1896 *Coenites*; Gürich, e. p., p. 144.
1906 *Coenites*; Hennig, p. 27 et 49—56.
1908 *Coenites*; Cowper, Reed, p. 23.
1909 *Coenites*; Gürich, p. 105.
! 1936 *Coenites*; Oakley, p. 20.
1939 *Coenites*; Lecompte, p. 62, cum syn.
! 1939 *Cladopora*; Lecompte, p. 75, cum syn.
! 1939 *Coenites*; Weissermel, p. 70.
! 1940 *Cladopora*; Lang, Smith, Thomas, e. p., p. 37.
1940 *Coenites*; Lang, Smith, Thomas, p. 39.
! 1941 *Cladopora*; Weissermel, p. 186.
1949 *Coenites*; Shimer, Shrock, e. p., p. 111.
1950 *Coenites;* Bassler, e. p. (cum lit.).
! 1950 *Cladopora;* Bassler, e. p.

Die mit Rufzeichen versehenen Synoma gelten nur auch bei Einbeziehung der Formen mit runder Mundöffnung zu *Coenites*. Im anderen Fall sind sie nicht hierher zu stellen, sondern zu einem eigenen Genus bzw. Subgenus (entsprechend *Cladopora*).

Genolectotyp: *Coenites juniperinus* Eichwald 1829, p. 179 (siehe Nicholson 1879, p. 133, und Miller 1897, p. 127).

Zu diesem Genus wurden nach Weissermel (1939) im allgemeinen kleine Favositenbäumchen gestellt, bei denen die Röhren in der Längsachse des Astes dünnwandig, nach der Biegung gegen die Peripherie zu aber sehr dickwandig sind, eine Beschreibung, die sich in den bisher angeführten Punkten auch mit einem Großteil der als „*Cladopora*" angeführten Spezies deckt. Weiters wurde aber für *Coenites* (von Lecompte 1939) eine verengte, schlitzförmige Mundöffnung zum Unterschied von „*Cladopora*" angenommen. Weissermel (1939) läßt diese Frage der Unterschiede be-

treffend die Zellmündungen noch offen (im Hinblick auf eine von St. Smith angekündigte Revision dieses Genus), schließt sich aber 1941 vollinhaltlich der Ansicht von Lecompte an.

Andere Autoren hingegen, wie Lang, Smith und Thomas (1940), führen an, daß der Genotyp von *Cladopora* — *Cl. seriata* Hall — eine Spezies von *Coenites* darstellt, obwohl dieselbe normale Zellöffnungen aufweist. Wie aber bereits bei *Thamnopora* betont, ist die von Miller als Genotyp von *Cladopora* gewählte Form keinesfalls zu *Coenites*, sondern zu *Thamnopora* gehörig. Die Erkenntnis aber, daß für *Coenites* keine verengten Zellmündungen charakteristisch seien, geht bereits auf die Untersuchungen von *Coenites seriatopora* (E. H.) durch Oakley (1936) zurück. Demnach wäre nach dieser Ansicht kein generischer Unterschied zwischen Formen mit rundlicher und verengter Mundöffnung zu ziehen und damit *Cladopora* Hall teilweise auch als Synonym von *Coenites* anzusehen. Außerdem sehen Lang, Smith und Thomas (1940), wie auch vor ihnen andere Autoren *Limaria* Steininger 1831 als mit *Coenites* wahrscheinlich identisch an.

Die irrige Ansicht der einfachen Synonymisierung von *Cladopora* und *Coenites* findet sich neuerdings auch bei H. W. Shimer und R. R. Shrock (1949) in ihrem „Index of Fossils of North America" vertreten. Dazu sei aber zusammenfassend nochmals betont, daß nur im Falle einer tatsächlich berechtigten generischen Gleichsetzung von sich stark nach außen verdickenden Formen mit rundlichen und geschlitzten Mundöffnungen eine Synonymisierung überhaupt erfolgen kann und auch dann nur eine teilweise, weil andere Formen, die von Hall ebenfalls zu „*Cladopora*" gestellt wurden, mit *Thamnopora* zu synonymisieren sind (siehe bei *Cladopora*).

Anschließend sei ferner noch erwähnt, daß mit der Lösung dieser Frage anderseits die Art der verwandtschaftlichen Beziehung zu *Alveolites* erst eindeutig klärbar erscheint. So würden sich die verwandtschaftlichen Bindungen zwischen *Coenites* nach dem von Lecompte gegebenen Fassungsbereich zwangsläufig als enger erweisen als bei dem von Oakley für dieses Genus gegebenen. An dieser Stelle sei noch erwähnt, daß bereits Gürich (1896) *Coenites* (partim) mit *Alveolites* vereint sehen wollte, aber auch Lecompte (1933) auf eine nahe Verwandtschaft beider Genera hinweist.

Es erweist sich demnach auch *Alveolites* als verwandtes und zu diesem Formenkreis gehöriges Genus und soll daher in diesem Zusammenhang im folgenden ebenfalls einer Betrachtung unterzogen werden.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

## Genus *Alveolites* Lamarck 1801.

1801 *Alveolites* Lamarck, p. 375.
1830 *Alveolites*; De Blainville, e. p., p. 369.
1851 *Alveolites*; E. H., e. p., p. 254.
1853 *Alveolites*; E. H., e. p., p. 220.
1855 *Alveolites*; E. H., e. p., p. 263.
1873 *Coenites*; Lindström, e. p., p. 3.
1873 *Favosites;* Lindström, e. p., p. 3.
1906 *Coenites*; Hennig, p. 27.
1933 *Alveolites*; Lecompte, p. 7 cum syn.
1939 *Alveolites;* Lecompte, p. 17 cum syn.
1940 *Alveolites*; Lang, Smith, Thomas, p. 15.
1949 *Alveolites*; Shimer u. Shrock, p. 105.
1950 *Alveolites;* Bassler (cum. lit.).

Genolectotyp: *Alveolites suborbicularis* Lamarck 1801, p. 376 (siehe Etheridge 1877, p. 356).

Charakteristik des Genus:

Koralle massig oder bäumchenförmig. Die einzelnen Koralliten sind dicht gedrängt und haben dünne Wände. Die Kelche münden schräg, zusammengedrückt und sind dreieckig oder halbmondförmig. Wenige, aber vollständige Böden. Wandporen groß, aber unregelmäßig verstreut.

Kritische Betrachtungen:

Goldfuß (1829) vereinigt in seinem neuaufgestellten Tabulatengenus Calamopora (neben anderen Formen) auch *Alveolites* und *Favosites* (Favositae et Alveolitae species).

Blainville (1830) hingegen sieht in *Alveolites* ein eigenes Genus, welches die bäumchenförmigen Favositiden umfassen soll. Mit dieser fälschlichen Auffassung zieht er auch die später zu *Thamnopora* vereinigten Formen zu diesem Genus (*Alveolites cervicornis*).

Steininger (1834) charakterisiert *Alveolites* erstmalig mit Hilfe der Beobachung der Einengung der Zellröhren, erkennt jedoch nicht die Beziehung von „*Alveolites*" *cervicornis* mit den Formen seines neu aufgestellten Genus *Thamnopora.*

Milne Edwards und Haime (1851, 1853, 1855) erkennen ebenfalls die Selbständigkeit der beiden Genera *Favosites* und *Alveolites* unter Anführung ihrer Merkmale an und teilen einige von Goldfuß zu *Calamopora* gestellte Formen auf erstere Genera wieder auf. Auf Grund der Beschaffenheit der trichterförmigen Böden, auf die Goldfuß bei *Calamopora infundibuliformis* hinweist, stellen die beiden Autoren für diese Art allein das neue Genus — *Roemeria* — auf.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

In bezug auf diesen Formenkreis ist es weiter noch erwähnenswert, daß Lindström (1873) das Genus *Alveolites* wieder aufteilt, und zwar teils auf *Favosites* (*Alv. Labechei* und *Alv. Tougti*) und teils auf *Coenites* (*Alv. suborbicularis*), wobei er letzteres Genus zu den Bryozoen rechnet. Erst Oakley (1936) bestimmte *Coenites* als eine tabulate Koralle.

Nicholson (1879) bezweifelt zwar die Stichhaltigkeit der Unterschiede von *Favosites* und *Alveolites* (Neigung der Zellröhren, Form der Kelche usw.), hält es aber für vorteilhafter, die Gattung *Alveolites* aufrecht zu erhalten.

Schlüter (1889) befaßt sich ausführlicher mit dieser Formengruppe und sieht neben *Alveolites* auch *Calamopora* wieder als eigenes Genus an. Bei *Alveolites* hebt er vor allem die Stellung der Poren als wichtigstes Merkmal hervor (nachdem dieses bereits früher von Goldfuß [1829] sowie auch von Rominger [1876] erwähnt wurde, jedoch unbeachtet blieb). Nach ihm sollen die Poren bei *Alveolites* zum Unterschied von *Calamopora* auf die seitlichen Kanten der Zellen beschränkt sein. (Lecompte 1933 konnte jedoch zeigen, daß dieser Unterschied nicht besteht.) Was nun die von Schlüter zu *Calamopora* gestellten Formen betrifft, so ist ferner hervorzuheben, daß diese nicht etwa dem Genus *Favosites* entsprechen, was nach einer Abtrennung der *Alveolites*-Formen nach der Goldfußschen Fassung nach zu erwarten wäre, sondern dem Genus *Rhaphidopora* Nicholson u. Food 1886 (siehe Lang, Smith und Thomas 1940, p. 114) angehören, so daß demnach *Calamopora* Schlüter nicht *Calamopora* Goldf. entspricht, demnach also außerdem noch begrifflich falsch gewählt ist. Es sei noch betont, daß *Favosites* in dieser Arbeit überhaupt nicht erwähnt wird, daß der Autor aber anderseits *Limaria* als Synonym von *Coenites* auffaßt sowie auch die Identität von *Syringolites* Hinde 1879 mit *Roemeria* Edw. u. Haime 1851 feststellt.

Außerdem stellte Schlüter (p. 95) innerhalb dieses Formenkreises ein neues Genus — *Caliapora* — auf, welches sich durch das Fehlen von Böden und Dornen von den nächst verwandten Genera — *Alveolites* und *Calamopora* (hier scheinen jedoch die *Favosites*-Formen von *Calamopora* Goldf. gemeint zu sein) — unterscheiden soll. Zu dieser Frage soll später noch eingehender Stellung genommen werden.

Lecompte (1933) hebt in seiner eingehenden Untersuchung über *Alveolites* besonders hervor, daß auch bei diesem Genus gleichmäßig verteilte Poren (zum Teil sogar zahlreich) von ihm festgestellt werden konnten, so daß sich damit das von Schlüter (letztmalig) besonders hervorgehobene Unterscheidungsmerkmal als

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

hinfällig erweist. In seiner Synonymaliste erscheinen: *Calamopora* Goldf. 1826, *Calamopora* Morren 1828, *Calamoporo* Michelin 1840 (*Alveolites*-Formen von *Calamopora* Goldf.). Weiters betont Lecompte die nahe Verwandtschaft mit: *Favosites, Coenites, Pachypora* und *Plagiopora* (1895 durch Mac. Gillivray vorweggenommen und von Lang, Smith und Thomas 1940 als *Scoliopora* neu benannt) unter Erwähnung ihrer Unterscheidungsmerkmale. Am nächsten verwandt sieht er *Coenites* an, welches Genus sich nur in der sklerenchymatischen Verdickung der Wände sowie durch die stärker verengte Mundöffnung unterscheiden soll (siehe unter *Coenites*), so daß Übergänge, wie Lecompte betont, möglich wären.

Lecompte (1936) führte eine Revision der devonischen Tabulaten von Goldfuß (1829) durch, aus welcher sich mit Ausnahme von *Calamopora infundibulifera* (von ihm ebenfalls als Genotyp von *Roemeria* angesehen) bei den von Goldfuß als *Calamopora* beschriebenen Formen ergibt, daß diese auf die Genera *Favosites* und *Alveolites* aufzuteilen seien, eine Ansicht, die er 1939 noch auf das Genus *Thamnopora* erweitert. (*Calamopora fibrosa* wurde nicht behandelt, jedoch geht bereits aus M. E. H. [1853] eindeutig hervor, daß es sich hier um eine Spezies von *Favosites* handelt.) Nach diesen Untersuchungen ist *Calamopora* Goldf. (non Schlüter!) auf die Genera: *Favosites*, *Alveolites*, *Thamnopora* und *Roemeria* aufzuteilen und demnach als selbständiges Genus zu streichen.

Bezüglich der Stellung von *Syringolites* Hinde 1879, welches Genus z. B. von Schlüter (1889), Weissermel (1897) und Počta (1902 als mit *Roemeria* identisch angesehen wurde, sei noch erwähnt, daß Lecompte (1936) infolge Mangels an Vergleichsmaterial diese Frage offenläßt.

Lang, Smith und Thomas (1940) sehen nun ihrerseits *Favosites, Cladopora, Coenites, Thamnopora, Roemeria, Syringolites* (ohne auf eine Beziehung mit *Roemeria* hinzuweisen), *Scoliopora* und *Alveolites* als selbständige Genera an, während sie *Pachypora* als Synonym von *Thamnopora* und *Limaria* als Synonym von *Coenites* betrachten, während sie *Calamopora* Goldf. ebenfalls zumindest auf die bereits erwähnten Genera aufgeteilt haben wollen. Jedoch sehen sie die Identifizierungen nicht als absolut an, was z. B. in der Druckweise der Genusnamen *Pachypora* oder *Calamopora* zum Ausdruck gebracht wird.

Es ergeben sich somit, was die Ansichten über die Beziehungen sowie die Genera dieses Formenkreises betrifft, zum Teil noch immer unklare Verhältnisse, die sich durch Übergangsformen in der einen

oder anderen Richtung noch weiter komplizieren. Dieser Fragenkomplex kann daher meiner Meinung nach nur durch Revision aller hier in Frage kommenden Originalstücke sowie nach Durchsicht eines größeren Vergleichsmaterials gelöst werden.

## *Alveolites (Caliapora)* (Schl.).

1889 *Caliapora* Schlüter, p. 95, tab. 14, fig. 8, 9.
1914 *Alveolites* (*Caliapora*); Charlesworth, p. 381 u. 396.
1939 *Caliapora;* Lecompte, p. 135, cum syn.
1940 *Caliapora*; Lang, Smith u. Thomas, p. 30.

Subgenotyp: *Alveolites battersbyi* E. H. 1851, p. 257; 1853, p. 220, tab. 49, fig. 2, 2 a.

Schlüter (1889) stellte, wie bereits erwähnt, noch ein weiteres Genus — *Caliapora* — innerhalb dieses Formenkreises auf, welches sich durch das Fehlen von Böden und Dornen wesentlich von den beiden nächst verwandten Formen *Calamopora* und *Alveolites* unterscheiden soll (wobei jedoch die begriffliche Fassung von *Calamopora* durchaus unklar ist).

Zur Beurteilung dieser Feststellung ist es jedoch notwendig, einige morphologische Betrachtungen über das Vorkommen von Böden und Dornen bei diesen Formen anzustellen.

Bei allen in diese Verwandtschaft gehörenden Formen wurden von sämtlichen Autoren (mit Ausnahme von Schlüter bei *Alv. battersbyi*) Böden erkannt, wenn auch letztere mitunter nur als dünne und vereinzelte oder undeutliche Bildungen festgestellt werden konnten. Desgleichen wurde auch eine Entwicklung von Dornen (in verschiedener Stärke, Häufigkeit und Verteilung) überall festgestellt.

Nun steht aber Schlüter bei *Alv. battersbyi* auf dem Standpunkt, daß es sich hier bei der Skelettbildung weder um Dornen noch um Böden handelt, sondern um ganz eigene Bildungen. Er schreibt: „Im Inneren der prismatischen Zellen befinden sich an den Wänden in geringer Entfernung (von etwa $^1/_2$ mm) Vorsprünge, welche etwa einem in einer Hauswand angeklebten Vogelneste gleichen. Über jeder dieser nestförmigen oder futterkorbähnlichen Nischen liegt eine große Pore mit verdicktem Rande, welche die Wand durchbohrt.“ Im Längsschnitt soll es nun ganz von der Schnittlage abhängen, ob die getroffene Nische als dornenähnlicher Vorsprung verschiedener Stärke und Länge oder als bodenähnliche Linie erscheint.

Hier sei noch anschließend erwähnt, daß sich Schlüter bei der Definition des Begriffes „Dornen“ selbst in einen Widerspruch

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

begibt — die Dornen bei den Tabulaten sind als den Septen entsprechende Bildungen anzusehen —, indem er z. B. einerseits extra betont, daß *Caliapora* als besondere Ausnahme keine Dornen, sondern eigene Bildungen aufweist, anderseits aber auch bei *Calamopora crinalis* (p. 91, 92) von „zackenförmigen Hervorragungen der Wand im Inneren der Zellen" spricht und dabei betont, „daß man es mit keinen septenähnlichen Gebilden, sondern nur mit aus der Wand vorspringenden Zäpfchen oder Dornen zu tun hat".

Charlesworth (1914) konnte nun an mehreren, ihm aus den Karnischen Alpen vorliegenden Exemplaren, die mit Sicherheit diesem Genus angehören, Böden (zum Teil sogar zahlreich) feststellen und begründet den Irrtum Schlüters in der teilweise ungünstigen Erhaltung der ihm vorgelegten Stöcke. Eine eindeutige morphologische Erklärung, betreffend den Zusammenhang von Dornen und Schlüters gebogenen Nischen, gibt er jedoch nicht. Wohl spricht er einmal (p. 381) von einer „großen Ausbildung von Dornen", jedoch kann man auf der gleichen Seite an anderer Stelle von „Vorsprüngen, die von der Wand ausgehen" lesen, und an einer dritten Stelle (p. 396) schreibt er ausdrücklich: „Die für die Untergattung charakteristischen, gebogenen, dornenähnlichen Vorsprünge gehen von der Wand aus und sind stets nach innen und aufwärts gerichtet." Eine eindeutige Erklärung, daß es sich tatsächlich ebenfalls um richtige Dornen handelt (allerdings in besonderer Ausbildungsform), liegt demnach von ihm nicht vor. Trotzdem nun Charlesworth auch bei diesen Formen Böden nachweisen konnte, sieht er *Caliapora* eben wegen dieser eigenartigen „dornenähnlichen Vorsprünge" als Subgenus von *Alveolites* — *Alveolites (Caliapora)* — an.

Lecompte (1939) behandelte ebenfalls *Caliapora*, jedoch als selbständiges Genus und führt bei der Charakteristik an, daß zwar Böden vorhanden sind, jedoch Septaldornen fehlen. Anderseits betont aber auch er, daß die Wände von besonderen nestartigen Verbreiterungen besetzt seien.

Ebenso führen Lang, Smith und Thomas (1940) *Caliapora* als selbständiges Genus und ohne jede Beziehung zu *Alveolites* an.

Es sei nun vorweggenommen, daß auch ich mich nach Untersuchung einiger Exemplare aus den Karnischen Alpen, wenn auch zum Teil auf andere Überlegungen gestützt, betreffend der systematischen Stellung von *Caliapora* der Ansicht von Charlesworth anschließe.

Die morphologischen Untersuchungen meiner Exemplare ergaben folgende Tatsachen:

1. Böden sind vorhanden, wenn auch zum Teil nur sehr dünn und mitunter nur vereinzelt. Dieselben sind eben vielfach durch die überaus starke Dornenentwicklung in den Hintergrund gedrängt. Dazu sei betont, daß auch die Originalabbildungen von *Alv. battersbyi* E. H. (1853, tab. 49, fig. 2, 2 a) deutlich die dünnen Böden zwischen den mächtigen Dornen zeigen.

2. Die stark entwickelten Wandvorsprünge sind richtige Dornen (wie bei den übrigen Tabulaten) und nicht eigene und diesen morphologisch fremde Bildungen, die je nach Schnittlage einmal als Dornen und einmal als Böden erscheinen. Diese Dornen sind allerdings bei diesen Formen in einer, den Tabulaten sonst an Form und Stärke fremden Ausbildung, wodurch sich ein Bild von löffelartigen Vorsprüngen ergibt, was jedoch keinesfalls in der Art der Schlüterschen „Nischen" gedeutet werden darf.

Wenn mir auch nicht die Originalexemplare zur Untersuchung zur Verfügung standen, so geht doch aus der charakteristischen Ausbildung der Skelettelemente bei diesen Formen eindeutig eine Zusammengehörigkeit und demnach auch ein identischer Bau hervor.

Infolge der früher festgestellten besonderen und charakteristischen Ausbildung der Dornen sowie ihr Verhältnis zu der Stärke und Häufigkeit der Böden (Vorherrschen der Dornen auf Kosten der Böden im Gegensatz zu den übrigen Vertretern von *Alveolites*) sehe ich *Caliapora* ebenfalls als Subgenus von *Alveolites* — *Alveolites (Caliapora)* — an.

Das Genus *Alveolites* Lam. zerfällt demnach in 2 Subgenera:

1. Subgenus *Alveolites* Lam. s. str.
   Subgenotyp: siehe unter Genotyp.
   Synonyma: siehe unter Genus *Alveolites* Lam.
2. Subgenus *Caliapora* Schlüter.
   Subgenotyp: siehe unter *Alveolites (Caliapora)* (Schl.).
   Synonyma: siehe unter *Alveolites (Caliapora)* (Schl.).

## Literaturverzeichnis.

Bassler, R. S., Geol. Soc. of Am., Mem, 44, Washington 1950.
Blainville, H. M. de, Dict. Sci. Nat. **60**. Paris 1830.
Charlesworth, I. K., Z. deutsch. geol. Ges. **66**. Berlin 1914.
Cowper Reed, F. R., Pal. Indica, N. S. **2**. Calcutta 1908.
Edwards, H. M. u. Haime, J., Arch. Mus. Hist. Nat. **5**. Paris 1851.
— Monog. Palaeont. Soc. London 1853 u. 1855.
Eichwald, C. E. von, Lethaea Rossica ou Paléontologie de la Russie, **1**. Stuttgart 1860.
— Zoologia Specialis quam expositis animalibus tum vivis, tum fossilibus potissimum rossiae in universum, et olniae in specie, in usum lectionum ... **1**. Vilna 1829.

Goldfuss, G. A., Petrefacta Germaniae, **1**. Düsseldorf 1826—1833.
Gürich, G., Verh. Russ. Kais. Min. Ges. (2) **23**. St. Petersburg 1896.
— Leitfossilien, **2**. Berlin 1909.
Hall, J., Amer. Journ. Sci. (2) **11**. New York 1851.
Hall, J. u. Whitfield, R. P., 23rd Ann. Rept. New York State Cabinet Nat. Hist. New York 1873.
Hennig, Arkiv för Zoologie, **3**. Stockholm 1906.
Hill, D., Journ. Roy. Soc. West. Australia, **23**. Perth 1937.
— Journ. Roy. Soc. West. Australia, **25**. 1938/1939.
Hinde, G. J., Geol. Mag. (2) **6**. London 1879.
Lamarck, J. B. P. A. de M. de, Systeme des animoux sans Vertèbres... Paris 1801.
Lang, W. D., Smith, S. a. Thomas, H. D., Index of Palaeozoic Coral Genera. British Museum (Natural History). London 1940.
Lecompte, M., Mém. Mus. R. Hist. nat. Belg. **55**. Bruxelles 1933.
— Mém. Mus. R. Hist. nat. Belg. **75**. Bruxelles 1936.
— Mém. Mus. R. Hist. nat. Belg. **90**. Bruxelles 1939.
Lindström, G., Öfvers. Kongl. Vetensk. — Akad. Förhandl. (4) **30**. Stockholm 1873.
Michelin, J. L. H., Iconographie Zoophytologique, description par localités et terraines des polipiers fossiles de France et pays evironnants. Paris 1841—1848.
Miller, S. A., North American Geology and Palaeontology Cincinnati 1889—1897.
Nicholson, H. A., On the structure and Affinities of the "Tabulate Corals" of the Palaeozoic Period. Edinburgh a. London 1879.
Nicholson, H. A. a. Foord, A. H., Ann. Mag. Nat. Hist. **17**. London 1886.
Oakley, K. P., Summ. Progr. geol. Surv. **2**. London 1934.
Počta, P., in J. Barrande, Systême Silurien du centre de la Bohême (2) **8**. Prag 1902.
Rominger, C., Geol. Surv. Michigan, 1876, (2) **3**. Ann. Abor 1876.
Sardeson, F. W., N. Jb. für Min. etc. **10**. Stuttgart 1895/96.
Schlotheim, E. F., Die Petrifactenkunde auf ihrem jetzigen Standpunkte durch die Beschreibung seiner Sammlung... erläutert. Gotha 1820.
Schlüter, C., Abhandl. geol. Specialkarte Preuß. Thür. Staat (4) **8**. Berlin 1889.
Shimer, H. W. a. Shrock, R. R., Index Fossils of North America. New York 1949.
Steininger, J., Bemerkungen über die Versteinerungen, welche in dem Übergangskalkgebirge der Eifel gefunden werden. Trier 1831.
— Mém. Soc. Géol. France (2) **1**. Paris 1834 (Übersetzung von Steininger 1831).
— Die Versteinerungen des Übergangsgebirges der Eifel. Trier 1849.
Weissermel, W., Z. deutsch. geol. Ges. **79**. Abhandl. Preuß. Geol. Landesanst. N. F. Heft 190. Berlin 1939.
— Z. deutsch. geol. Ges. **93**. Berlin 1941.